ПАРАЗИТОЛОГИЯ, XVII, 5, 1983

УДК 576.895.2 : 591.05

О ПОНЯТИИ «ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ВОЗРАСТ» ЖИВОТНЫХ И ЕГО ПРИМЕНЕНИЕ ДЛЯ ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ [1]

И. В. Разумова

Институт медицинской паразитологии и тропической медицины
им. Е. И. Марциновского Министерства здравоохранения СССР, Москва

Пересмотрено понятие «физиологический возраст («биологический возраст»)» животных. Сформулировано определение данного понятия на основе положения Беклемишева (1962). Расширено содержание понятия и унифицирована возможность его использования для других групп животных. На основе общего представления уточнено понятие «физиологического возраста» для иксодовых клещей и обосновано его использование в применении к ним.

Понятие «физиологический возраст» широко используется для разных групп насекомых: двукрылых (Алмазова, 1935; Беклемишев, 1944; Детинова, 1962), блох (Прокопьев, 1958), тараканов (Плятер-Плохотская, 1962), клопов (Данилов, 1966) и др. В приложении к иксодовым клещам оно впервые введено Балашовым (1961), при этом, в отличие от насекомых, в применении к голодным особям, не питавшимся на данной фазе. Неоднократно вставал вопрос о правомочности применения этого понятия к клещам. Имеющиеся к настоящему времени данные по ним и другим группам животных позволяют расширить представление о физиологическом возрасте животных в целом, приведя его в соответствии с накопленными данными, и уточнить в приложении к иксодовым клещам.

Данная работа основывается на результатах собственного многолетнего изучения возрастного развития и возрастных изменений нескольких видов клещей из родов *Dermacentor* и *Ixodes* и критическом анализе публикаций по иксодовым клещам, насекомым и другим группам животных, а также человека.

Развитие представления «физиологический возраст». Понятие «физиологический возраст» широко использовалось энтомологами школы Беклемишева. Впервые оно было применено (Алмазова, 1935; Данилова, Половодова, 1935) при изучении возраста комаров методом Мера (1932), пользуясь этим методом, можно было отличить молодых самок от старых, откладывавших яйца. В первых работах по применению этого метода, выполненных под непосредственным руководством Беклемишева, было дано и первое содержание данного термина: «под физиологическим возрастом комара будем разуметь его возраст, выраженный не в днях, а в пережитых комаром гонотрофических циклах» (Данилова, Половодова, 1935). При этом были выделены три категории самок: молодые неклавшие, мало клавшие и многократно клавшие. Во всех последующих работах методом Мера (Данилова, 1936; Шленова, 1937, и др.) и первых его видоизменениях (Половодова, 1941 — по качественным изменениям ампул яйцеводов; Детинова, 1942 — по трахеации яичников) постоянно использовались названия «физиологический возраст самок», «молодые и старые», «новорожденные», «физиологически старые самки».

Практически то же содержание термина «физиологический возраст», что и ранее, отмечаем позднее и непосредственно в работах Беклемишева: «физио-

[1] Статья посвящается светлой памяти В. Н. Беклемишева.

логический возраст, определяющийся числом проделанных самкой гонотрофических циклов» (Беклемишев, 1940, цит. по: Половодова, 1941), «физиологический возраст комара, измеряемый числом проделанных им гонотрофических циклов» (Беклемишев, 1944, с. 229). Фактически с тем же содержанием принимает этот термин и Половодова (1947): «под физиологическим возрастом мы разумеем возраст, определяющийся стадиями жизненного цикла». При этом, как ясно из дальнейшего текста, под «стадиями» автор также имела в виду гонотрофические циклы.

Далее физиологический возраст у комаров, наиболее изученных в этом отношении, стали непосредственно отождествлять с числом гонотрофических циклов самки, выявляемых по числу расширений в яйцевых трубочках. В частности, статья по разработке этого метода так и названа «Определение физиологического возраста самки *Anopheles*, т. е. числа проделанных ею гонотрофических циклов» (Половодова, 1949).

В настоящее время этот метод определения физиологического возраста комаров по числу расширений на яйцевых трубочках, соответствующих числу проделанных самкой гонотрофических циклов, (Половодова, 1949; Детинова, 1949) широко распространен и признан наиболее точным. Предложены и его дальнейшие усовершенствования и уточнения (Хок, 1974; Ануфриева и др., 1981).

Гонотрофический ритм по заключению Беклемишева (1940, 1944, 1962) является основным принципом биологии комара и охватывает большинство функций организма у кровососущих двукрылых (пищеварение и оогенез, процессы обмена веществ, экскреции и т. д.). Так что «число проделанных гонотрофических циклов является действительной мерой физиологического возраста самки» (Беклемишев, 1962).

Напомним, что первым методом определения возраста комаров был метод Перри (1912, см. Детинова, 1962), по потертости крыльев самок и самцов. Этот метод также был отнесен Беклемишевым (1940) к категории методов определения физиологического возраста, хотя в других работах он не включен непосредственно в их число (Беклемишев, 1944; Половодова, 1947; Детинова, 1962). Аналогичный метод определения возраста по потертости крыльев известен и для мух це-це (Jackson, 1946, цит. по: Детинова, 1962). Найдены также методы определения возраста комаров по числу слоев в кутикуле (Schlein, 1972) и колорадского жука по степени окраски крыльев (Dunn, 1948).

Несколько позже, чем у комаров, понятие «физиологический возраст» стали использовать и в приложении к другим двукрылым: кровососущим и некровососущим мухам (Кузина, 1942; Дербенева-Ухова, 1942; Линева, 1951), москитам, мошкам, мокрецам, кровососкам (Детинова, 1957, 1962). Определение физиологического возраста у них, независимо от наличия или отсутствия гонотрофической гармонии, также связывали с изменениями в половой системе самок при повторных яйцекладках: по расширениям на яйцевых трубочках, состоянию их трахейной системы, количеству желтых тел и др. При обобщении этих данных по двукрылым Детиновой (1957) было высказано предположение, что подобные изменения характерны и для других повторнокладущих насекомых. Само понятие «физиологический возраст», фактически с прежним содержанием, Детинова отнесла к насекомым в целом, но только к самкам: «. . .мы различаем календарный и физиологический возраст самок насекомых. Под календарным возрастом подразумевают продолжительность жизни самок в днях, под физиологическим — число проделанных ими кладок» (Детинова, 1957).

Следом за двукрылыми понятие «физиологический возраст» стали применять и в отношении других групп насекомых: блох (Прокопьев, 1958; Куницкая, 1960), тараканов (Плятер-Плохотская, 1962), клопов (Das Gupta a. Ray, 1956, цит. по: Детинова, 1962; Данилов, 1966), жуков (Захваткин, 1964). При этом его использование первоначально связывали также только с изменениями в половой системе самок. Само понятие «физиологический возраст» относили фактически только к насекомым с повторными яйцекладками (Дербенева-Ухова, 1952, с. 52). Об очень узком понимании значения этого термина в этот период свидетельствуют, в частности, такие высказывания некоторых авторов, как: «. . .на основании изучения физиологического состояния генеративных орга-

нов самок, что в литературе называется определением их физиологического возраста. . .» (Прокопьев, 1958).

Очень узкое использование понятия «физиологический возраст» у комаров в отдельных случаях привело в конечном счете к обратной картине — полного исключения из использования этого термина. В частности, в монографии по физиологии комаров (Clements, 1963) это понятие вообще отсутствует, а широкоизвестные методы определения физиологического возраста комаров по изменениям в половой системе названы только как «определение репродуктивной истории». Аналогичных взглядов придерживаются и авторы термина «гонотрофическое старение» (Klowden, Lea, 1980).

Впервые барьер традиционных представлений о возможностях применения понятия «физиологический возраст» был преодолен работой Балашова (1961), который использовал его в приложении к голодным иксодовым клещам на совершенно ином принципе их возрастных изменений: «физиологический возраст клещей . . . отражает . . . состояние запасных питательных веществ в организме». Подробнее о клещах будет сказано ниже.

Ряд специалистов по другим группам насекомых вышли за пределы очень узкого понимания значения этого термина, в частности, использовав для определения физиологического возраста блох наряду с изменениями генеративных органов такие признаки, как поломки наружных покровов и состояние жирового тела (Дарская, 1966; Ващенок, Солина, 1972).

Итак, у большинства изученных в отношении физиологического возраста насекомых наиболее значительные возрастные изменения, используемые для его определения, проявляются в половой системе самок в результате повторных яйцекладок при наличии или отсутствии гонотрофического цикла. Возрастные изменения были выявлены также и в мальпигиевых сосудах комаров (Детинова, 1962), но их не связывали с определением физиологического возраста. Все методы определения и само понятие «физиологический возраст» фактически относили только к самкам разных групп насекомых.

Наиболее широкое содержание понятия «физиологический возраст» дал Беклемишев в последней своей работе, посвященной этому вопросу: «Мы различаем физиологический и календарный возраст животного: календарный возраст измеряется числом прожитых дней или годов, физиологический возраст — накоплением в организме необратимых изменений, обусловленных его нормальной жизнедеятельностью» (Беклемишев, 1962, с. 10).

Возрастные изменения у иксодовых клещей. У иксодид, как известно, имеется только единственный гонотрофический цикл, фактически завершающий жизнь особи. Понятие «физиологический возраст» у них применяется в отличие от насекомых только к голодным клещам, никогда не питавшимся на данной фазе, живущим основную часть жизни именно в этом состоянии, и притом не только к самкам, но и к самцам. Возникает вопрос о правомочности применения этого понятия к голодным иксодидам.

У голодных взрослых клещей наиболее существенные возрастные изменения выявлены в кишечнике, выделительной системе, рыхлой соединительной ткани, кутикуле, т. е. в иных системах органов, чем у большинства изученных насекомых (Балашов, 1961, 1962, 1967; Разумова, 1962, 1975, 1982). В кишечнике они проявляются в уменьшении его объема и изменении цвета, в уменьшении количества гемоглобина и других резервных веществ в кишечном эпителии, в увеличении количества гематина там же и в полном изменении его клеточной структуры. В мальпигиевых сосудах и ректальном пузыре изменяется их заполненность и структурные особенности их, а также характер содержимого. В рыхлой соединительной ткани отмечаются с возрастом уменьшение количества студенистых элементов и участков жировой ткани, изменение состояния некоторых клеточных элементов (нефроцитов). Отмечено также уменьшение относительной плотности и изменение цвета кутикулы. По этим признакам различают 4 степени упитанности (истощенности) или 4 основных физиологических возраста голодных иксодид (Балашов, 1961, 1967; Разумова, 1977, 1982).

Возрастные изменения голодных иксодид функционально тесно связаны с двумя процессами — расходованием резервных веществ и накоплением экскреторных. Эти два процесса выражают основной принцип их возрастных

изменений. Суть их в следующем. Запасные питательные вещества накапливаются клещами в результате нимфального питания и сразу после линьки достигают максимального количества. Они представлены включениями гемоглобина и других резервных веществ в кишечном эпителии и участками жирового тела в рыхлой соединительной ткани. Экскреторные вещества накапливаются у клещей в результате жизнедеятельности их организма при имагинальной жизни. Они представлены прежде всего гуанином в мальпигиевых сосудах и ректальном пузыре и включениями гематина в кишечном эпителии. К концу жизни голодных клещей в их организме практически полностью исчезают запасные питательные вещества, за счет которых они жили, и появляются значительные количества экскреторных. Расходование резервных веществ и накопление экскреторных ведут к соответствующим структурным изменениям в организме клещей. В свою очередь, все эти изменения отражают процесс его общего физиологического старения. Итак, возрастные изменения голодных иксодид значительно отличаются по физиологической сущности от возрастных изменений большинства изученных в этом плане насекомых — по характеру проявления и характеру процессов, лежащих в их основе.

Возникает вопрос: что общего между возрастными изменениями клещей и насекомых? Анализируя возрастные изменения клещей в свете представлений Беклемишева (1962), видим следующее. Ведущая роль процессов расходования резервных веществ и накопления экскреторных определяется морфофизиологическими особенностями голодных иксодид, вынужденных проводить основную часть своей долгой жизни в относительно пассивном поджидании добычи. При этом они живут только за счет имеющихся резервных веществ при низком уровне общего обмена и высокой способности к накоплению экскретов. Никакого поступления питательных веществ в течение долгой жизни голодного клеща на данной фазе в его организм не происходит. Единственный гонотрофический цикл только завершает жизнь особи. Обеспечение такого образа жизни является важнейшей жизненной функцией организма голодных клещей. Процессы медленного расходования запасных питательных веществ и значительного накопления экскреторных позволяют осуществлять это.

Проведенный анализ и сравнение возрастных изменений клещей и насекомых показали, во-первых, что возрастные изменения разных животных тесно связаны с обеспечением важнейших функций данного организма. Во-вторых, и это самое важное, что все они являются необратимыми изменениями организма, обусловленными прежде всего его нормальной жизнедеятельностью. В этом возрастные изменения всех животных аналогичны.

Уточним также вопрос о сытом состоянии иксодовых клещей. Насыщение может произойти в любом физиологическом возрасте, на котором имаго становятся активными. Физиологические изменения в период насыщения, оогенеза и яйцекладки у иксодид, как и у других животных, необратимы и связаны с проявлением нормальной жизнедеятельности, т. е. они также могут рассматриваться как возрастные изменения. Однако, в отличие от насекомых, у иксодид при гонотрофическом цикле происходят такие значительные перестройки во всем организме, которые после окончания цикла обязательно приводят к смерти особи. Следовательно, состояние насыщенности у клещей, причленяясь к любому физиологическому возрасту, на котором прошло насыщение, фактически является его особой частью, завершающей жизнь особи.

Представление В. Н. Беклемишева о физиологическом возрасте. Уже в формулировке Беклемишева (1962) «. . . физиологический возраст (животного) . . . (измеряется) накоплением в организме необратимых изменений, обусловленных его нормальной жизнедеятельностью» заложен основной смысл данного понятия и расширено его применение. Анализ содержания ключевых слов (выделены) дает следующее. Во-первых, что это понятие отнесено ко всем животным вообще. Через несколько строк даже расшифровано, что различие календарного и физиологического возрастов у теплокровных животных менее существенно, чем у пойкилотермных, т. е. существование физиологического возраста для других групп животных принимается как очевидный факт. Во-вторых, отмечается, что изменения обязательно необратимые, т. е. явное

противопоставление обратимым изменениям или как их называют функциональным. В-третьих, эти необратимые изменения Беклемишев связывает с нормальной жизнедеятельностью организма, т. е. налицо очевидное противопоставление необратимым патологическим изменениям. В-четвертых, накопление этих изменений явно предполагает вопрос о мере их накопления. Таким образом, представление Беклемишева в отношении физиологического возраста о необратимых изменениях, связанных с нормальной жизнедеятельностью, является чрезвычайно важной находкой.

Итак, формулировка Беклемишева очень близко подводит к определению этого понятия, однако не решает вопроса полностью. По ней нельзя ответить на прямой вопрос: что же такое физиологический возраст животного? Сразу стоит отметить, что нельзя согласиться с прямым превращением формулировки Беклемишева непосредственно в определение этого понятия, как это иногда трактуют (Дербенева-Ухова, 1977; Репкина, 1980). Обращаем внимание, что Беклемишев говорил об измерении физиологического возраста, а не о том, что это и есть физиологический возраст. В исходной формулировке идет речь об изменениях только в результате нормальной жизнедеятельности. Переделывание ее на приведенные (Дербенева-Ухова, 1977; Репкина, 1980) означает, что понятие о физиологическом возрасте приложимо только к животным с нормальной жизнедеятельностью. Совершенно очевидно, что возрастным изменениям подвержены в течение жизни все организмы, а не только с нормальной жизнедеятельностью. Следовательно, подмена очень точной формулировки Беклемишева «измеряется» на другую — неправомочна.

Понятие «физиологический возраст». Итак, что же такое физиологический возраст животного? Обычно при использовании этого термина различают животных молодых и старых. На протяжении жизни каждый организм проходит (или должен пройти) закономерный ряд возрастных изменений, отражающих его доразвитие, созревание, старение, и соответственно имеет обязательный ряд степеней возрастного развития. Они и представляют собой ряд физиологических возрастов. Фактически это «жизненная метка» организма, которую отпечатала на нем жизнь. Она показывает реально пройденный им жизненный путь, с точки зрения физиологических затрат, — протяженность и интенсивность физиологической нагрузки и его ответную реакцию на это, т. е. физиологический возраст суммирует эти показатели. Он показывает также, много ли осталось физиологических возможностей у организма для жизни или жизненные функции его уже исчерпываются. Основные этапы возрастного развития организма такие, как новорожденный, молодой возраст, зрелый и старый собственно и являются основными физиологическими возрастами каждого животного.

На основании проведенного анализа и исходя из представлений Беклемишева (1962) и Балашова (1961), предлагаем обобщенное определение данного понятия. Физиологический возраст животного (=биологический) — это степень общего необратимого морфофизиологического изменения организма в течение прожитой жизни, измеряемая накоплением необратимых изменений в результате его нормальной жизнедеятельности (Разумова, 1977).

Первая часть данного определения — степень общего необратимого морфофизиологического изменения организма в течение прожитой жизни — является общей для всех групп животных. Вторая часть — оценка этого изменения — связана всегда с нормальной жизнедеятельностью конкретного типа организма, и проявление этой нормы является для каждой группы животных своим, специфическим. Нормой, т. е. изменениями, получающимися при нормальной жизнедеятельности, может только измеряться степень реального изменения организма. В каждом конкретном случае это будет свое измерение, соответственно норме жизни данного типа организмов. Имеющиеся в организме возрастные изменения характеризуют и отражают физиологический возраст особи. В частности, у иксодид состояние запасных питательных веществ и экскреторных отражает их физиологический возраст (но не наоборот).

В соответствии с обобщенным представлением и, согласуясь с определением, данным для иксодид Балашовым (1961), уточняем это понятие в приложении к этим клещам: физиологический возраст голодных иксодовых клещей — это

степень общего необратимого морфофизиологического изменения их организма в течение прожитой жизни, измеряемая состоянием запасных питательных и экскреторных веществ (Разумова, 1977). По количеству резервных и экскреторных веществ в организме различают 4 основных физиологических возраста иксодид: новорожденные, молодые, зрелые и старые.

Соответственно при формулировании определения для других групп животных должен быть аналогичный подход — первая часть определения та же, а измеряется чем-то своим, специфическим, свойственным данным животным, прежде всего в норме. Такое широкое понимание термина «физиологический возраст» позволяет унифицировать использование этого понятия для любых групп животных, включая и их самцов. Оно равнозначно понятию «биологический возраст» человека.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Критический анализ данных по возрастным изменениям и методам определения возраста разных групп животных дает основание считать, что понятие «физиологический возраст» животных необходимо понимать значительно шире, чем принято в настоящее время. Неправомочна сама постановка вопроса: может ли быть физиологический возраст у каких-либо животных. Несомненно, что это общебиологическое явление, такое же свойство всего живого, как рождение и смерть. Возрастное развитие свойственно всему живому как общее изменение организма в определенном направлении. Необратимый характер этого процесса, обусловленного прежде всего нормальной жизнедеятельностью организма, является его основной характеристикой. Поэтапность данного процесса и есть то, что выражается понятием «физиологический возраст» (=биологический). При этом каждый организм обязательно проходит через закономерный ряд физиологических возрастов. Необратимое изменение организма в течение жизни свойственно всем животным, но характер проявления этого изменения у разных групп животных различен.

На основании изложенного выше предложено обобщенное определение данного понятия, отвечающее непосредственно на вопрос: «что такое физиологический возраст животного?». В соответствии с общим представлением уточнено понятие «физиологический возраст» в применении к иксодовым клещам.

Что дает расширение понятия «физиологический возраст», не теряется ли при этом конкретное содержание? Во-первых, оно позволяет за частными решениями конкретных методов определения возрастов разных групп животных видеть общее, не терять связи между ними. Для любых животных там, где обсуждаются различия молодого и старого не по продолжительности жизни, а по необратимым морфофизиологическим признакам, изменение которых свойственно им при нормальной жизнедеятельности, речь идет именно о физиологическом возрасте. За всеми частными проявлениями возрастных изменений разных животных просматривается общебиологическое явление возрастного развития и физиологического старения всего организма их.

При таком понимании ясно, что иксодовые клещи при всей специфике проявления их возрастных изменений полностью встают в общий ряд с другими животными в вопросе физиологического возраста. Также и для комаров необходимо понимать, что наряду с уже известными методами по изменениям в половой системе, — и метод Перри, и метод Шлейна — все это методы определения прежде всего именно физиологического возраста их по разным признакам, с разной степенью точности. Аналогичное положение и с методом Дана (Dunn, 1948) для колорадского жука, который мы также расцениваем как метод определения прежде всего физиологического возраста, наряду с методом по изменениям половой системы (Захваткин, 1964). В этот же ряд полностью укладываются и известные методы определения возраста у грызунов по стертости зубов и другим признакам (Тупикова, 1964), и у рыб — по годовым слоям на чешуе (Мина, 1970). Во всех случаях эти признаки разного порядка являются в сущности выражением изменения их физиологического возраста.

Во-вторых, широкое понимание данного термина позволяет вести более нацеленный поиск показателей физиологического возраста у животных с еще

неизвестными методами определения их возраста. В частности, критерии возраста стоит искать прежде всего в системах органов, связанных с важнейшими жизненными функциями данных типов организмов. Кроме того, можно предполагать возрастные изменения у большинства групп животных и в некоторых определенных системах органов таких, как покровы и соединительная ткань.

Литература

Алмазова В. В. Об определении возраста комаров по яйцеводам. — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 1935, т. 4, вып. 5, с. 345—353.

Ануфриева В. Н., Артемьев М. М. К уточнению методики определения физиологического возраста самок комаров на примере популяций An. pulcherrimus и An. hircanus в северо-восточном Афганистане и плодовитость самок указанных видов. — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 1981, т. 50, вып. 6, с. 55—62.

Балашов Ю. С. Динамика запасных питательных веществ и определение возраста у голодных иксодовых клещей. — Зоол. журн., 1961, т. 40, вып. 9, с. 1354—1363.

Балашов Ю. С. Определение физиологического возраста и возрастной состав голодных самок Ixodes ricinus и Ixodes persulcatus в Ленинградской области. — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 1962, т. 31, вып. 1, с. 47—55.

Балашов Ю. С. Кровососущие клещи (Ixodoidea) — переносчики болезней человека и животных. Л., Наука, 1967. 320 с.

Беклемишев В. Н. Гонотрофический ритм как один из основных принципов биологии малярийного комара. — Вопросы физиологии и экологии малярийного комара. Вып. 1. М., 1940, с. 3—22.

Беклемишев В. Н. Экология малярийного комара. Медгиз, 1944. 299 с.

Беклемишев В. Н. Популяционная биология как одна из теоретических основ борьбы с комарами. — Вопросы краевой патологии. Тр. науч. сессии АМН СССР, совм. с МЗ УзбССР. Медгиз, 1957, с. 92—102.

Беклемишев В. Н. Предисловие. — В кн.: Детинова Т. С. Методы установления возрастного состава двукрылых насекомых, имеющих медицинское значение. Женева, 1962, с. 9—11.

Ващенок В. С., Солина Л. Т. Возрастные изменения в жировой ткани самок блох Xenopsylla cheopis. — Зоол. журн., 1972, т. 51, вып. 1, с. 79—85.

Данилов В. Н. Строение полового аппарата самок триатомовых клопов Rhodnius prolixus и Triatoma infestans и определение их физиологического возраста. — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 1966, т. 35, вып. 2, с. 223—230.

Данилова М. И. К экологии окрыленных Anopheles maculipennis messeae Fall и atroparvus v. Thiel в Староминском районе Азово-Черноморского края. — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 1936, т. 5, вып. 6, с. 927—935.

Данилова М. И., Половодова В. П. Наблюдения над биологией и возрастным составом популяции Anopheles maculipennis messeae в окрестностях Перми. — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 1935, т. 4, вып. 5, с. 354—368.

Дарская Н. Ф., Гусева А. А., Суворова Л. Г. К изучению возрастных признаков Palaeopsylla soricis Dale, обычных блох землероек бурозубок (Предварительное сообщ.). — В сб.: Особо опасные инфекции на Кавказе. Ставрополь, 1966, с. 69—73.

Детинова Т. С. К вопросу о биологии комаров рода Aedes. — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 1942, т. 11, вып. 3, с. 44—52.

Детинова Т. С. Физиологические изменения яичников у самок Anopheles maculipennis. — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 1949, т. 13, вып. 5, с. 410—420.

Детинова Т. С. Изучение физиологического возраста переносчиков трансмиссивных болезней в связи с оценкой эффективности истребительных мероприятий. — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 1957, т. 26, вып. 6, с. 673—679.

Детинова Т. С. Методы установления возрастного состава двукрылых насекомых, имеющих медицинское значение. Женева, 1962. 220 с.

Дербенева-Ухова В. П. О развитии яичников и имагинальном питании у навозных мух. — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 1942, т. 11, вып. 4, с. 85—97.

Дербенева-Ухова В. П. Мухи и их эпидемиологическое значение. — М., 1952. 271 с.

Дербенева-Ухова В. П. О роли Владимира Николаевича Беклемишева в развитии медицинской энтомологии (к 15-летию со дня смерти). — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 1977, т. 46, вып. 3, с. 259—266.

Захваткин Ю. А. О физиологическом возрасте колорадского жука. — Биологические науки. Науч. докл. высш. школы, 1964, вып. 3, с. 19—22.

Кузина О. С. О гонотрофических взаимоотношениях у жигалок Stomoxys calcitrans L и Haematobia stimulans L. — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 1942, т. 11, вып. 3, с. 70—78.

Куницкая Н. Т. К изучению органов размножения самок блох и определению их физиологического возраста. — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 1960, т. 29, вып. 6, с. 688—701.

Линева В. А. Физиологический возраст и сезонный ход численности Musca domestica L. — Автореф. канд. дис. МГУ, 1951. 11 с.

Мина М. В., Клевезаль Г. А. Автобиография животных. М., 1970. 58 с.

Плятер-Плохотская В. Н. Возрастные изменения в яичниках самок рыжих тараканов. — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 1962, т. 31, вып. 1, с. 79—82.
Половодова В. П. Возрастные изменения яйцеводов Anopheles и методика определения физиологического возраста комаров. — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 1941, т. 10, вып. 3—4, с. 387—396.
Половодова В. П. Возрастные изменения в женском половом аппарате Anopheles и возрастной состав комариных популяций. — Автореф. канд. дис. Ростов-на-Дону, 1947. 138 с.
Половодова В. П. Определение физиологического возраста самки Anopheles, то есть числа проделанных ею гонотрофических циклов. — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 1949, т. 18, вып. 4, с. 352—355.
Прокопьев В. Н. Методика определения физиологического возраста самок Oropsylla silantiewi Wagn. и сезонные изменения возрастного состава блошиной популяции. — Изв. Иркут. гос. н.-и. противочумн. ин-та Сибири и Дальнего Востока, Улан-Уде, 1958, т. 17, с. 91—109.
Разумова И. В. Определение физиологического возраста и возрастной состав природной популяции Dermacentor pictus Herm. — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 1962, т. 31, вып. 1, с. 55—61.
Разумова И. В. Анатомические возрастные изменения голодных имаго иксодовых клещей. (К вопросу о физиологическом возрасте). — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 1975, т. 44, вып. 2, с. 185—191.
Разумова И. В. Физиологический возраст имаго иксодовых клещей и ускоренный метод его определения. — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 1977, т. 46, вып. 5, с. 557—566.
Разумова И. В. Усовершенствованный метод гистологического определения физиологического возраста иксодовых клещей (Ixodidae). — Паразитология, 1982, т. 16, вып. 3, с. 209—218.
Репкина Л. В. Динамика расходования голодными иксодовыми клещами запасных питательных веществ и взаимосвязь этого процесса с популяционно-экологическими особенностями иксодид. — Автореф. канд. дис. М., 1980. 23 с.
Тупикова Н. В. Изучение размножения и возрастного состава популяций мелких млекопитающих. — Сб. Методы изучения природ. очагов. болезней человека. М., 1964, с. 154—191.
Хок Чыонг-Куанг. Овогенез и физиологический возраст кровососущих комаров (Culicidae). — Автореф. канд. дис. МГУ, 1974. 24 с.
Шленова М. Ф. Анализ возрастного состава популяций Anopheles maculipennis в связи с истребительными мероприятиями. — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 1937, т. 6, вып. 1, с. 13—19.
Clements A. N. The Physiology of Mosquitoes. — International series of Monographs on Pure and Applied Biology. London, 1963. 393 p.
Dunn E. A method of distinguishing between young and old colorado beetles. — Nature, London, 1948, vol. 162. p. 75.
Klowden M. J., Lea A. O. «Physiologically old» mosquitoes are not necesarili old physiologically. — Amer. j. Trop. Med. and Hyg., 1980, vol. 29, N 6, p. 1460—1464.
Mer G. G. The determination of age of Anopheles by differences in the size of the common oviduct. — Bull. entom. Res., 1932, vol. 23, N 4, p. 563.
Schlein J., Gratz N. G. Age determination of some flies and mosquitos by daily growh layers of skeletalapodemes. — Bull. Wld. Hlth. Org., 1972, vol. 47, N 1, p. 71—76.

«PHYSIOLOGICAL AGE» OF ANIMALS AND ITS APLICATION TO IXODID TICKS

I. V. Razumova

SUMMARY

The definition «physiological age» of animals has been revised. A new definition has been formulated on the basis of V. N. Beklemishev's (1962) and Ju. S. Balashov's (1962) theses as follows: physiological age of animals (=biological) is an extent of general irreversible morphophysiological change of organism during its whole life and determined by the accumulation of irreversible changes as a result of its normal vital activity. This definition is equivalent to that of «biological age» of man. The contents of this definition is enlarged and the possibility of its use for different animals including their males is unified. On the basis of the general concept this definition is specified in regard to ixodid ticks: physiological age of hungry ixodid tick is an extent of general irreversible morphophysiological change of its organism during the whole life and determined by the state of reserve nutrient and excretory substances. According to the ammount of reserve and excretory substances in the organism of ixodid tick we distinguish 4 main physiological ages: new-born, young, mature and old which reflect general biological regularity of age development of animals.